解 説

クモ糸の多様性

桝 元 敏 也1)

はじめに

クモ類は現在,世界に 105 科, 3 万 4 千以上の種が記載されており (Coddington & Levi 1991),陸上のあらゆる環境に生息している。これらは形も大きさも多様であるがゆえに,生物の生態や進化の研究材料としてもすぐれた分類群である。また,昆虫などの節足動物と比較したとき,特筆すべきはクモ類が網,牽引糸,卵囊,住居など,生活のあらゆる側面で糸を用いている点である。

生物の多様性創出,あるいは適応放散の過程には新しいinnovation(発明)がそのきっかけになっているとする考えが進化生物学には古くからあり、陸上植物における維管束などはその発明の好例として考えられている。ある重要な機能をもった装置の出現とその性能の向上が、それらを使用する子孫のニッチ(生態的地位)を広げ、多様な種の適応放散が生じるという考えである(Futuyma 1986)。

クモ類の場合は糸、あるいは餌捕獲装置である網が innovation にあたる. 従来、クモ類は様々な餌を捕獲するジェネラリスト的な捕食者と考えられてきたが、実際はかなり限られた餌種を選択して捕獲していることが明らかになってきた. 特に、造網性クモ類と餌生物との相互関係には、糸や網が両者の間に介在している. 最近、クモ類の系統樹を解析することにより、粘球をつけた横糸や垂直円網が円網を張るクモ類の種多様性の増大に大きな影響を与えているという報告もされている (Bond & Opell 1998).

現在,クモ類の糸の性質あるいはその用途の多様性に関する研究はクモ類の生態や進化の研究において注目の的となっている(Craig 1992, Vollrath 1992, Dawkins 1996)。この小論では,クモの糸に関して,これまでに発見されてきた様々な機構と機能について述べ,クモ糸の研究がもつ展望についてまとめた。

糸の力学的性質

糸の力学的性質については多くの研究がある (Denny 1976, Craig 1987, Köhler & Vollrath 1995, Vollrath & Köhler 1996)。特に牽引糸に関 する研究が多く行われてきた。網を構成する糸 については, 円網の研究が多い。円網は縦糸, 横糸, 枠糸などで構成されている。 縦糸を採集 し,引っ張り試験を行うことで力学的性質を測 定すると, はじめはフックの法則にしたがい, 糸の伸びに比例して応力も増加するが、どのク モでも約30%前後の伸びで切れてしまう。糸が 切れる直前の最大の応力であるせん断応力 (tensile strength) についても多くのクモでほぼ 同様の結果が得られており、0.4-2 GPa (×109) N/m²) という高い数値が得られている (Tillinghast & Townley 1987, Masumoto & Yoshida 未発表)。この値は鋼鉄のそれに近い値である。 しかも、鋼鉄とは異なり30%も伸ばすことがで きるので, 糸が切れるまでに吸収するエネルギ ーは極めて高いのである.

一方, 横糸は縦糸とは異なる力学的性質をもっている。例えばナガコガネグモの横糸の引っ

¹⁾ 京都大学生態学研究センター 〒 520-2113 滋賀県大津市上田上平野町字大塚 509-3 Center for Ecological Research, Kyoto University, 509-3 Otsuka, Kamitanakami-Hirano, Otsu, Shiga, 520-2113, JAPAN

張り試験を行っても、はじめはほとんど荷重は 検出できず、約150%程度まで伸びる。ただし荷 重はほとんどかからない (Masumoto & Yoshida 未発表)。

特に粘球は円網の構造や機能を形成する上で 重要な役割を果たしている。 粘球は単に昆虫を 網に張り付かせるだけでなく, 縦糸と横糸を接 着している。この粘着の性質を利用して様々な 用途に用いられている。例えば、横糸を引っ張 ったとき縦糸で仕切られる隣接するセクトから も横糸がすべってくる (Eberhard 1976)。また, 巻き上げ器システム (windlass system) と呼ばれ る横糸を表面張力で粘球中に繰り込む機能も備 えており (Vollrath & Edmonds 1989), これに より横糸はたるまずピンと張ったり, 実際の糸 の伸び以上に横糸を繰り出すことも可能にして いる。ところが、粘球の粘着性については、ほ んの一部が研究されているにすぎず, 今後は 様々な種の粘球の比較研究が行われるべきだろ う、糸にしても巻き上げ器システムで粘球に組 み込まれた横糸がなぜ絡まないのか, などわか らないことも多い。

ところで、ウズグモなど師板類のクモの横糸には粘球ではなく細かい糸を横糸にからみつけて餌となる昆虫を接着させている(Peters 1987). 師板類は無師板類とは異なる方法で餌昆虫を接着するという問題を解決しているのである.

糸の色と装飾

クモは暗い環境から明るい環境へと進化したと考えられている。原始的なクモ類の出す糸の紫外線反射率は非常に高い。ところがコガネグモ上科などの明るいところでも造網するクモ類の糸の紫外線反射率は先のものに比べると低い。これは昆虫に糸が発見されにくいという機能をもつと見られている。

ところが、ウズグモ類など師板類も糸の紫外線反射率が高い。また、コガネグモなどでX字状、あるいはウズグモやゴミグモ属などでみられる螺旋状の隠れ帯の持つ機能については様々

な議論がされてきた(Nentwig & Heimer 1987)が,最近この糸には紫外線を反射する性質をもつことがわかり,これらの紫外線反射率の高い糸は昆虫を誘因する機能をもつのではないかと考えられるようになってきた(Craig & Bernard 1990, Craig et al. 1994)。ところで,ジョロウグモやアオオニグモなどの粘球は黄色いが,この黄色い粘球もまた昆虫を誘因する機能のあることがジョロウグモを用いて示されている(Craig 1992)

網

以上のような様々な種類の糸や粘球,あるいは装飾物を組み合わせることによって作られた建造物がクモ類の網である。網は様々な形状をしており、特定の機能のために優れた性能を発揮するように作られている(Eberhard 1990)。網はその形から、円網、棚網、皿網、不規則網、ぼろ網、扇網、条網、受信糸網など、様々な名前がつけられて分類されている。網の形によって造網場所や捕獲される昆虫のサイズや種類が異なり、網の多様性は様々な種のクモが共存できる基盤になっていると考えられている。

さらに、単独の網では達成できない性能を複数の網を集合させることによって発揮することもできる。例えば、網が集合することで昆虫が複数の網に当たり、餌の捕獲効率が増したり、より大きな餌をとれるようになるのである。さらには、構造全体が壊れにくくなるという利点ももつ(Rypstra 1989, Uetz 1989)。

糸で繋がる多様な研究分野

網は捕食者であるクモ類と昆虫をはじめとする餌動物との相互作用に介在する装置である。このため、糸と網の性能は生物間の相互作用に影響を及ぼす(Craig 1992)。特に、糸の構造に関する分子レベルからの研究は90年代になってからようやく行われるようになってきており(Xu & Lewis 1990, Vollrath et al. 1996, Simmons et al. 1996),糸は分子レベルと表現形レベルの相互関係を解明するにあたり優れた材料

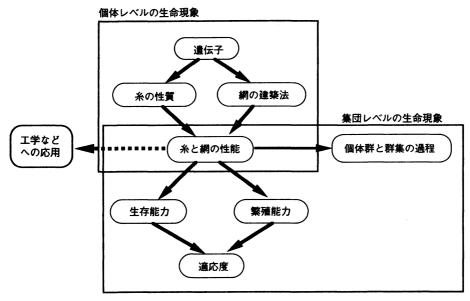


図1. クモのつくる糸と網は様々な分野とつながっている。クモ類では、糸と網の性能は個体レベルの生命現象から集団レベルの生命現象まで様々な生命現象に影響を与えている。 さらに生物学だけでなく糸と網のもつ優れた性質は工学などの応用分野からも興味を持たれている。

であるとする考えもある (Craig 1992). さらには、生物素材を応用することで人間の作る工業製品や建造物の設計に役立てようと、糸や網のもつすぐれた性能が工学などの分野でも注目されてきた (Kitagawa et al. 1995). 糸の性質や網の性能と、適応度や他の生物との関係、あるいは異なる学問分野との関係について私の考えを図1に示した。クモ類の研究にとって、どのような側面からアプローチしても糸と網の問題を避けて通ることはできないのである.

このように、クモの糸の研究は分子生物学、機能形態学、行動生態学、進化生物学などの生物学内における分野間をつなぐだけにとどまらず、工学における材料化学、構造力学、流体力学など生物学以外の分野へとつながっている。今後は様々な異分野間の共同により境界領域的な研究がすすめられることによって、クモの糸と網に秘められた自然の作り出した高度な機構が次々と発見されてゆくだろう。

参考文献

- Bond, J. E. & B. D. Opell, 1998. Testing adaptive radiation and key innovation hypotheses in spiders. *Evolution* **52**: 403-414.
- Coddington, J. A. & H. W. Levi, 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22: 565-592.
- Craig, C. L., 1987. The ecological and evolutionary interdependence between web architecture and web silk spun by orb web weaving spiders. *Biol. J. Linn. Soc.* 30: 135-162.
- Craig, C. L. & G. D. Bernard, 1990. Insect attraction to ultraviolet-reflecting spider webs and web decorations. *Ecology* 71: 616-624.
- Craig, C. L., 1992. Aerial web-weaving spiders; linking molecular and organismal processes in evolution. *Trends in Ecology and Evolu*tion 7: 270-273.

180 桝元敏也

- Craig, C. L., B. Bernard, & J. A. Coddington, 1994. Evolutionary shifts in the spectral property of spider silks. *Evolution* 48: 287– 296.
- Dawkins, R., 1996. Climbing mount improbable. Penguin books. London.
- Denny, M., 1976. The physical properties of spider's silk and their role in the design of orb-webs. *J. Exp. Biol.* 65: 483-506.
- Eberhard, W. G., 1976. Physical properties of sticky spirals and their connections: sliding connections in orb webs. *J. Nat. Hist.* 10: 481-488.
- Eberhard, W. G., 1990. Function and phylogeny of spider webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 341-372.
- Futuyma, D. J., 1986. Evolutionary biology. Sinauer, Sunderland.
- Kitagawa, M., H. Sasagawa & T. Kitayama, 1995.
 Mechanical properties of spider silk. J. Soc.
 Mat. Sci., Japan. 44: 153 158. (In Japanease.)
- Köhler, T. & F. Vollrath, 1995. Thread biomechanics in the two orb-weaving spiders *Araneus diadematus* (Araneae, Araneidae) and *Uloborus walckenaerius* (Araneae, Uloboridae). *J. Exp. Zool.* 271: 1-17.
- Nentwig, W. & S. Heimer, 1987. VII Ecological aspects of spider webs. In *Ecophysiology of* spiders. (ed) W. Nentwig. p. 221-225. Springer Verlag.
- Peters, H. M., 1987. V Fine structure and func-

- tion of capture threads. In *Ecophysiology of spiders*. (ed) W. Nentwig. p. 187-202. Springer Verlag.
- Rypstra, A. L., 1989. Foraging success of solitary and aggregated spiders: insights into flock formation. *Anim. Behav.* 37: 274-281.
- Simmons, A. H., C. A. Michal & L. W. Jelinski, 1996. Molecular orientation and twocomponent nature of the crystalline fraction of spider dragline silk. *Science* 271: 84-87.
- Tillinghast, E. K. & M. Townley, 1987. VI Chemistry, Physical properties, and synthesis of Araneidae orb webs. In *Ecophysiology of spiders*. (ed) W. Nentwig. p. 203-210. Springer Verlag.
- Uetz, G. W., 1989. The "ricochet effect" and prey capture in colonial spiders. *Oecologia* 81: 154-159.
- Vollrath, F. & T. Edmonds, 1989. Modulation of the mechanical properties of spider silk by coating with water. *Nature* **340**: 305-307.
- Vollrath, F. & T. Köhler, 1996. Mechanics of silk produced by loaded spiders. *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**: 387-391.
- Vollrath, F., T. Holtet, H.C. Thogersen & S. Frische, 1996. Structural organization of spider silk. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 147–151.
- Xu, M. &. R. V. Lewis, 1990. Structure of a protein superfiber: spider dragline silk. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 7120-7124.